

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE CARYO-TAXINOMIQUE DES MYRSINACÉES ET DES THÉOPHRASTACÉES

par

P. FAURE

(avec les planches VI à VIII)

Jusqu'à ce jour, l'étude caryologique des Myrsinacées et des Théophrastacées s'est limitée à quelques dénombrements chromosomiques. Or on rencontre à propos de ces familles des problèmes de classification susceptibles d'être éclairés par une étude caryologique plus approfondie et des dénombrements chromosomiques plus nombreux. En effet, un aperçu sur l'historique des recherches fait apparaître que certains auteurs réunissent les Myrsinacées et les Théophrastacées en une seule famille, tandis que d'autres y voient deux familles distinctes. En outre, le genre *Aegiceras* pose, à l'intérieur des Myrsinacées, un problème particulier, les uns rapprochant ce genre de la tribu des Ardisiées, les autres le considérant comme formant à lui seul une famille indépendante : les Aegicératacées.

Avant d'aborder cette étude, nous définirons les caractères généraux des deux familles. Les Myrsinacées groupent 32 genres rassemblant 1 000 espèces, la plupart intertropicales, réparties géographiquement à l'intérieur d'une zone limitée au nord par le Japon, le Mexique et la Floride, au sud par la Nouvelle-Zélande et l'Afrique du Sud. Ce sont, soit des arbres, soit des arbustes à feuilles alternes, simples, persistantes et stipulées. Leurs fleurs sont hermaphrodites ou unisexuées, actinomorphes; l'ovaire est supère ou à demi-infère (*Maesa*). Les fruits sont des drupes.

Les Théophrastacées comprennent quatre genres et soixante espèces toutes ligneuses (arbres ou arbustes), qui se rencontrent exclusivement sur le continent américain. Comme nous l'indiquons ci-dessus, les Théophrastacées ont parfois été rattachées à la famille des Myrsinacées, dont elles diffèrent, cependant, par quelques caractères anatomiques : il n'existe pas de canaux résineux, les fruits sont des baies, elles possèdent des cellules sclérenchymateuses sous l'épiderme des feuilles et des staminodes, la couleur des graines est aussi différente.

*
* *

- DE CANDOLLE (1844), admet, dans son *Traité sur les Myrsinacées*, trois familles : Myrsinacées, Théophrastacées, Aegicératacées, qu'il rapproche des Primulacées et des Lentibularées.
- PAX (1897, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*) groupe les Myrsinacées et les Théophrastacées en une même famille qu'il rattache étroitement aux Primulacées et aux Sapotacées.
- MEZ (1902, *Das Pflanzenreich*) distingue les deux familles étudiées ici et les rapproche des Primulacées. Il place d'autre part le genre *Aegiceras* dans une tribu des Myrsinacées.
- HALLIER (1905), reconnaît trois familles dans l'ordre des Primulales : Primulacées, Théophrastacées et Myrsinacées. Il considère que les Myrsinacées sont plus évoluées que les Théophrastacées et se rapprochent des Primulacées par les Cyclaminées. Cet auteur lie Primulales et Ericales qu'il fait dériver des Guttales.
- WETTSTEIN (1935) considère que les Myrsinacées sont plus évoluées que les Primulacées (Dioïsme fréquent, ovaire à demi-infère des *Maesa* et polyembryonie des *Ardisia*). Il rattache aussi les Primulales aux Ericales.
- HUTCHINSON (1959) place les Myrsinacées dans l'ordre des Myrsinales, comprenant : Myrsinacées, Théophrastacées, Aegicératacées, et rejette l'opinion de la majorité des auteurs, selon laquelle la famille est liée aux Primulacées.
- TAKETAJAN (1959), tout en admettant lui aussi la nécessité d'isoler les *Aegiceras* dans une famille propre, refuse la coupure proposée par HUTCHINSON et groupe dans l'ordre des Primulales, les Myrsinacées, les Aegicératacées, les Théophrastacées et les Primulacées.
- LAWRENCE (1955) dans *Taxonomy of vascular plants*, puis MELCHIOR (1964), dans la 12^e édition du *Syllabus der Pflanzenfamilien*, groupent, dans l'ordre des Primulales, les Primulacées, les Théophrastacées, et les Myrsinacées.

Nous adopterons dans cette étude la classification de MEZ modifiée par MELCHIOR :

THÉOPHRASTACÉES :

Clavija, Deherainia, Jacquinia, Theophrasta.

MYRSINACÉES :

1. Sous-famille des Myrsinoïdées :

— Tribu des Ardisiées (*Ardisia, Icacorea*).

— Tribu des Myrsinées (*Myrsine, Rapanea, Embelia, Stylogine, Geissanthus, Cybianthus, Oncostemon*).

2. Sous-famille des Maesoiées (*Maesa*).

3. Sous-famille des Aegicératoïdées (*Aegiceras*).

RECHERCHES PERSONNELLES

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Pour ce travail, nous avons utilisé des plantes cultivées dans les Serres du Muséum sur lesquelles nous avons prélevé des racines et, dans quelques cas, de jeunes boutons floraux. Cependant nous nous sommes procuré des racines de *Aegiceras corniculatum* dans les Serres du Nouveau Jardin Botanique de Munich. Les méristèmes radiculaires ont été fixés au moyen du liquide de Nawashin modifié par Karpechenko.

Les différentes espèces étudiées sont les suivantes :

Espèces	Origine géographique
MYRSINACÉES :	
Myrsynoïdées :	
Ardisiées :	
<i>Ardisia polycephala</i> Wallich.	Birmanie.
<i>Ardisia sanguinolenta</i> Wallich.	Birmanie.
<i>Ardisia guadalupensis</i> Duchass.	Ile Dominique.
<i>Ardisia japonica</i> Blume.	Chine, Japon.
<i>Ardisia Cadiereri</i> Guillaumin.	Cochinchine.
<i>Icacorea paniculata</i> Sudworth.	Floride.
Myrsinées :	
<i>Myrsine africana</i> L.	Afrique du Sud, Chine.
Maesoidées :	
<i>Maesa argentea</i> Wallich.	Himalaya.
<i>Maesa lanceolata</i> Forsk.	Madagascar, Afrique du Sud.
Aegicératoïdées :	
<i>Aegiceras corniculatum</i> (L.) Beco.	Côtes Indopacifiques, Nord-est de l'Australie.
THÉOPHRASTACÉES :	
<i>Clavija cauliflora</i> Regel.	Colombie.
<i>Clavija spinosa</i> Vell.	Brésil.
<i>Deherainia smaragdina</i> Decne.	Mexique.
<i>Jacquinia aurantiaca</i> Bert.	Mexique, Antilles.

Après inclusion dans la paraffine, les racines et les boutons floraux ont été coupés transversalement et longitudinalement à 6,6 μ . Les coupes ont été colorées selon la méthode de Feulgen. Pour les espèces ayant de nombreux chromosomes, la technique des écrasements après coloration *in toto* n'a pas donné de résultats satisfaisants; en effet, seules les cellules sont écrasées et les chromosomes restent groupés en une masse peu lisible.

L'étude de la méiose dans les boutons floraux de l'*Ardisia guadalupensis* nous a permis d'observer quelques figures, le stade synisézis en particulier. Nous avons d'autre part trouvé des plaques métaphasiques et des tétrades conduisant à la formation des grains de pollen. Ainsi les phénomènes méiotiques de cette espèce semblent se dérouler normalement.

DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES CARYOLOGIQUES

1. La mitose chez les Myrsinacées.

Les phases de la mitose se déroulent suivant des processus analogues dans toutes les espèces étudiées, de même, la structure nucléaire est pour elle très homogène : le seul type caryologique rencontré est caractérisé par un réticulum et par la présence de chromocentres déterminant la structure semi-réticulée chromocentrique si l'on se réfère à la classification des noyaux végétaux proposée par C. DELAY (1946-1948).

Pour l'étude de la mitose, nous avons adopté l'ordre des stades proposé par HAMEL (1953) qui distingue les phases pendant lesquelles on peut observer les chromo-

somes (métaphase, anaphase), et d'autre part, celles au cours desquelles on distingue la membrane nucléaire, le nucléole et la chromatine sous la forme d'un réticulum et de chromocentres (interphase, prophase, télophase).

PHASES CHROMOSOMIQUES

A. MÉTAPHASE.

Les chromosomes se placent sensiblement dans un même plan et dessinent, en vue latérale, une bande étroite. Cependant, lorsque les chromosomes sont très nombreux, chez les *Ardisia Cadieri*, *A. japonica*, *A. sanguinolenta*, ils ne disposent pas d'une surface suffisamment grande et se mettent dans plusieurs plans, ce qui rend leur étude plus difficile. Pourtant les dénombrements chromosomiques ont pu être établis d'après des plaques métaphasiques somatiques. Pour chaque espèce, nous avons pu appairer les chromosomes en fonction de leur forme et de leur longueur.

Pour exposer ces résultats, nous suivrons l'ordre systématique.

A. SOUS-FAMILLE DES MYRSINOIDÉES

a. TRIBU DES ARDISIÉES.

1. *Ardisia polycephala* (pl. VI, fig. c) :

Les chromosomes, au nombre de 48, forment une plaque métaphasique dont le diamètre peut atteindre 8μ (1) dans les cellules de la région corticale radulaire. L'épaisseur moyenne de ces chromosomes est de $0,3 \mu$. Ils sont de tailles différentes : les deux plus grands, en «V» hétérobrachiaux, ne dépassent pas 2μ , les deux plus petits mesurent environ $0,8 \mu$ et forment des bâtonnets incurvés. Cinq paires de chromosomes atteignent 1μ : parmi celles-ci, il est possible de distinguer deux couples de chromosomes rectilignes et trois paires d'éléments faiblement incurvés. Les autres ont une dimension de $1,2$ à $1,6 \mu$: 20 chromosomes sont arqués et 14 autres sont en «V», dont 6 sont isobrachiaux, 6 hétérobrachiaux et 2 largement ouverts.

2. *Ardisia sanguinolenta* (Pl. VI, fig. a) :

L'étude des plaques métaphasiques a permis le dénombrement de 96 chromosomes dont l'épaisseur moyenne est de $0,3 \mu$. Le diamètre de ces plaques est d'environ 12μ . Par suite de leur grand nombre, les chromosomes ne sont pas toujours situés dans un même plan, et seules quelques plaques très nettes ont permis d'identifier les paires de chromosomes : 7 d'entre elles atteignent 1μ : 10 chromosomes sont en bâtonnets incurvés et 4 sont en forme de J. D'autre part, 60 chromosomes ont des longueurs comprises entre $1,2$ et $1,8 \mu$ et sont ainsi répartis : 8 sont des bâtonnets rectilignes, 30 ont une forme de croissant, 4 forment des crochets, 8 sont des «V» isobrachiaux et 10 des «V» hétérobrachiaux. Parmi les plus grands chromosomes, qui atteignent 2μ , on distingue 4 chromosomes droits, 4 en «V» les 14 autres dessinant des «J».

3. *Ardisia japonica* (Pl. VI, fig. g) :

Chez cette espèce, nous avons dénombré $2n = 96$ chromosomes sur des plaques équatoriales mesurant 12μ de diamètre. Les chromosomes, dont l'épaisseur est de $0,3 \mu$ sont très serrés les uns contre les autres, ce qui rend leur dénombrement difficile. Quelques plaques mieux étalées nous ont permis de les répartir en 4 groupes :

- 16 chromosomes mesurent 1μ : 6 sont en «V» et 10 en bâtonnets incurvés;
- 26 chromosomes atteignent $1,2 \mu$ et sont plus ou moins rectilignes;

(1) Ces mesures n'ont pas un caractère absolu, en raison des erreurs liées à l'emploi du micromètre oculaire, mais indiquent un ordre de grandeur valable pour comparer les chromosomes d'un même équipement.

— 38 ont une taille légèrement supérieure : 1,6 μ . Douze dessinent des «V» isobrachiiaux, 22 sont faiblement arqués; 4 présentent un aspect de crochet;

— 16 chromosomes ont une longueur de 2 μ : 8 d'entre eux sont en «V» ouvert, les 8 autres en «J».

4. *Ardisia Cadierei* (Pl. VI, fig. m) :

Les chromosomes de cette espèce étant très nombreux et très chromatiques, il nous a été difficile de les apparier. Nous avons pu cependant dénombrer $2n = 96$ chromosomes, disposés sur une surface de 12 μ de diamètre. Nous les avons répartis en quatre groupes d'après leur longueur relative :

— 1 μ : 18 chromosomes sont des bâtonnets plus ou moins incurvés;

— 1,2 μ : 26 chromosomes également en bâtonnets incurvés;

— 1,6 μ : 16 chromosomes dessinent des «V» symétriques, 24 chromosomes ont la forme de bâtonnets plus ou moins rectilignes;

— 2 μ : 6 chromosomes sont en crochets, tandis que les 6 autres ont l'aspect de «V» isobrachiiaux.

5. *Icacorea paniculata* (Pl. VI, fig. f) :

Dans les cellules corticales de la racine, les 46 chromosomes se disposent dans la région équatoriale, formant des plaques métaphasiques de 8 μ de diamètre. La longueur des chromosomes varie de 1 à 2 μ , l'épaisseur moyenne étant de 0,3 μ . L'idogramme a pu être établi comme suit :

— 3 paires de chromosomes sont des bâtonnets plus ou moins rectilignes mesurant 1 μ ;

— 6 paires de chromosomes légèrement plus grands : parmi ceux-ci 10 sont arqués et 2 sont droits;

— 14 chromosomes en virgule et 14 autres en «J» dépassent 1,5 μ ;

— Les deux plus grands sont rectilignes et ont 2 μ de longueur.

b. TRIBU DES MYRSINÉES.

Myrsine africana (Pl. VI, fig. d) :

Nous avons compté, chez cette espèce, $2n = 46$ chromosomes sur des plaques métaphasiques de 8 μ de diamètre. Dès le début de la métaphase, les chromosomes apparaissent dédoublés, si bien que leur épaisseur est de 0,6 μ . Ils ont surtout la forme de bâtonnets incurvés et de virgules; leurs dimensions se répartissent ainsi :

— 1 μ : 6 paires;

— 1,2 μ : 6 paires.

— 1,6 μ : 5 paires;

— 2 μ : 1 paire.

Cependant on remarque une paire de chromosomes en «V» isobrachiiaux de 1 μ et 8 chromosomes en «J» mesurant 1,6 μ .

B. SOUS-FAMILLE DES MAESOIDÉES

1. *Maesa argentea* (Pl. VI, fig. b) :

Les 20 chromosomes se disposent sensiblement dans le même plan pour former des plaques métaphasiques de 6,5 μ de diamètre. Quatre chromosomes atteignent 1 μ ; 2 sont des «V» isobrachiiaux et 2 des bâtonnets arqués. Douze chromosomes dépassent 1,5 μ ; 6 sont légèrement incurvés, 2 dessinent des «V» isobrachiiaux et 4 sont en «J». Les quatre plus grands chromosomes n'atteignent pas 2 μ : deux dessinent des «U» et deux sont des bâtonnets rectilignes.

2. *Maesa lanceolata* (Pl. VI, fig. e) :

Chez cette espèce, nous avons compté 20 chromosomes de $0,3 \mu$ d'épaisseur sur des plaques métaphasiques d'environ 8μ de diamètre. On peut classer les chromosomes de la façon suivante :

- 3μ : 2 chromosomes en «V» possèdent une constriction centromérique qui délimite les deux bras inégaux;
- 2μ : 4 chromosomes en «V» présentent également, dans la région centromérique, un étranglement séparant les deux bras égaux; d'autre part, 2 chromosomes sont en bâtonnets incurvés;
- $1,6 \mu$: 4 chromosomes sont des «V» isobranchiaux tandis que 6 autres sont légèrement arqués;
- $0,8 \mu$: enfin, 2 chromosomes ont l'aspect de bâtonnets.

C. SOUS-FAMILLE DES AEGICÉRATOIDÉES

Aegiceras corniculatum (Pl. VI., fig. l).

Nous avons dénombré pour cette espèce 46 chromosomes somatiques qui se disposent sensiblement dans un même plan, formant des plaques métaphasiques occupant une surface d'environ 7μ de diamètre. Ces chromosomes ont des dimensions voisines de 1μ et affectent pour la plupart la forme de petits bâtonnets plus ou moins arqués; leur épaisseur est en moyenne de $0,4 \mu$. D'après leurs dimensions nous pouvons les répartir en quatre groupes :

- $0,6 \mu$: 8 chromosomes sont des petits bâtonnets plus ou moins rectilignes;
- $0,8 \mu$: 8 chromosomes sont eux aussi plus ou moins droits;
- 1μ : 20 chromosomes sont très faiblement incurvés;
- $1,2 \mu$: 2 chromosomes sont en «V» isobranchiaux et 8 autres sont rectilignes.

B. ANAPHASE.

Les chromosomes étalés dans un même plan à la métaphase et maintenant dédoublés vont quitter la région équatoriale entraînés par leur centromère et se déplacer dans des plans perpendiculaires à celui de l'équateur, les bras de certains chromosomes en «V» étant parallèles aux fibres fusoriales. Le mouvement d'ascension se fait symétriquement de part et d'autre du plan équatorial. La coloration des chromosomes est intense et en fin d'anaphase les centromères se resserrent aux pôles, les chromosomes ont une disposition rayonnante et sont de dimensions inférieures à celles de la métaphase. Très rapidement ils deviennent indiscernables et forment aux deux pôles deux masses chromatiques symétriques en arc de cercle et de petite taille.

Il convient de signaler enfin que pendant l'anaphase, on peut observer plusieurs chromosomes retardataires, chez les espèces dont la garniture chromosomique est importante, les *Ardisia Cadierei*, *A. japonica*, *A. sanguinolenta* particulièrement.

PHASES NUCLÉAIRES

A. TÉLOPHASE :

Chaque masse chromatique apparaît formée de points très serrés et très colorés après Feulgen. Ces points représentent les sections des chromosomes disposés dans plusieurs plans et contractés. Dans la région équatoriale se dépose la membrane cellulaire, alors que dans chaque cellule-fille une membrane nucléaire entoure les deux masses ovoïdes, formant ainsi les deux noyaux-fils. Les spires des chromonèmes devenant plus lâches, les chromosomes évoluent vers un aspect filamenteux. Tandis que le volume du noyau augmente, ces filaments enchevêtrés forment un réseau de moins en moins serré, et l'on voit apparaître le nucléole. Sur les filaments subsistent des

zones plus épaisses et plus colorées représentant des fragments spiralisés qui constitueront les chromocentres, alors que les chromonémas dés spiralisés forment un réseau : le réticulum du noyau interphasique. Le noyau est encore allongé parallèlement à l'axe équatorial et n'a pas encore atteint les dimensions du noyau interphasique.

8. INTERPHASE.

A ce stade, le noyau présente généralement un aspect sphérique dans la région corticale et son diamètre varie de 8μ à 11μ suivant les espèces (Pl. VII, fig. 1). Dans la caryolymphe, colorée en rose après la réaction de Feulgen (1) se distingue un réticulum aux mailles lâches. Ce réseau chromatique, qui n'est jamais rouge, est ponctué de chromocentres en nombre variable, mais toujours moins nombreux que les chromosomes. Leurs dimensions varient et certains chromocentres, formés par l'association de chromocentres plus petits, peuvent atteindre $0,8 \mu$; les autres ne dépassant pas $0,3 \mu$. Les nucléoles sont généralement sphériques et, dans certaines cellules, on peut remarquer deux nucléoles.

C. NOYAU QUIESCENT.

Dans la région de la coiffe et dans les zones éloignées du méristème où le tissu est différencié, le noyau télophasique évolue vers le stade quiescent (Pl. VII, fig. 5). Ce noyau présente peu de différence avec le noyau interphasique. Toutefois dans les tissus différenciés il est plus allongé, la caryolymphe est plus claire, le nucléole est plus petit, le réticulum plus marqué. Chez certaines espèces, les *Myrsine africana*, *Ardisia Cadieri*, l'enchyème du noyau quiescent de la région de la coiffe est très chromatique et parcouru par un réseau sur lequel apparaissent des plaques de chromatine mesurant parfois $1,2 \mu$.

D. PROPHASE.

Cette phase est la plus longue de la mitose, elle conduit à l'élaboration des chromosomes métaphasiques. Au début, les chromocentres deviennent plus nombreux et mesurent environ $0,4 \mu$. Le volume du noyau augmente, tandis que la caryolymphe s'éclaircit peu à peu. Pendant ces processus, les chromocentres prennent la forme d'éléments arqués représentant des fragments de chromatine spiralisée, reliés par un réticulum (Pl. VII, fig. 2). Donc la spiralisation se fait à partir des chromocentres. Puis elle devient plus intense, et on observe des bandes chromatiques d'aspect variable, ne présentant plus de contact entre elles et traversant l'espace nucléaire (Pl. VII, fig. 3). Ces filaments sont plus longs que les chromosomes et baignent dans un suc nucléaire incolore (Pl. VII, fig. 4). A ce stade, le diamètre du nucléole a augmenté. Après disparition de la membrane nucléaire et du nucléole, ces longs filaments deviennent plus courts et plus épais que les chromosomes métaphasiques, en raison d'un phénomène de contraction intense. Puis à la suite d'une légère décontraction ces filaments, devenus des chromosomes, se disposent dans le plan équatorial pour former la plaque métaphasique.

II. La mitose chez les Théophrastacées.

Chez les *Deherainia smaragdina* et *Jacquinia aurantiaca* les phénomènes mitotiques sont conformes aux processus précédemment décrits. Chez ces espèces, toutefois, le noyau interphasique, est peu chromatique et les chromocentres (environ une vingtaine) mesurent tous $0,2 \mu$. Seuls, les *Clavija cauliflora* et *C. spinosa*, présentent certaines particularités de leur mitose qu'il conviendra de décrire.

(1) Le réactif de Schiff colore en rouge les acides nucléiques qui composent les chromosomes. La coloration de l'enchyème serait l'indice de la présence de chromatine dans le nucléoplasme. Nous reviendrons sur ce problème dans la discussion de nos résultats.

1. PHASES CHROMOSOMIQUES

A. MÉTAPHASE.

Les chromosomes se disposent sensiblement dans un même plan; en vue latérale, ils forment une bande étroite de laquelle se détachent, chez les *Clavija*, les plus grands chromosomes. Les plaques équatoriales sont généralement bien lisibles.

1. *Clavija cauliflora* (Pl. VI, fig. k) :

Les 36 chromosomes dénombrés se placent sensiblement dans un même plan pour former des plaques métaphasiques de 6 à 7 μ de diamètre. On constate la présence de 2 grands chromosomes qui mesurent 2 μ de longueur et dont l'épaisseur est de 0,6 μ , car ces 2 chromosomes sont très nettement dédoublés à ce stade. D'autre part, ils sont remarquables par la présence d'un appendice qui fait d'abord songer à un satellite, car il est porté par un pédoncule relativement long. En fait, d'après le comportement de ces chromosomes en cours de l'anaphase, il s'agit d'un petit bras réduit à un « Köpfchen » et le centromère non visible se situerait au niveau de l'étranglement qui sépare les deux bras. Les autres chromosomes ont des dimensions voisines de 1 μ , leur épaisseur étant en moyenne de 0,3 μ . Ils se répartissent de la manière suivante :

- 0,8 μ : 8 chromosomes en forme de haricots;
- 1 μ : 14 chromosomes sont des bâtonnets incurvés;
- 1,2 μ : 2 chromosomes sont rectilignes, 4 dessinent des «V» largement ouverts les 6 autres sont en «J».

2. *Clavija spinosa* (Pl. VI, fig. j) :

Le dénombrement chromosomique n'a pu être effectué de façon précise car nous n'avons trouvé qu'un petit nombre de plaques métaphasiques. Aussi avançons-nous avec quelques réserves le nombre de 36 chromosomes. Nous avons observé la présence de 4 chromosomes de 1,8 μ de longueur et dont l'épaisseur de 0,6 μ est très supérieure à l'épaisseur moyenne des autres chromosomes (0,3 μ). Deux de ces chromosomes sont aussi remarquables par la présence d'un « Köpfchen ». Les 32 autres ont des longueurs comprises entre 0,6 μ et 1,2 μ et l'on peut les répartir en 4 groupes :

- 0,6 μ : 4 chromosomes sont incurvés;
- 0,8 μ : 8 chromosomes sont des bâtonnets plus ou moins rectilignes;
- 1 μ : 2 chromosomes sont des «V» isobrachiaux, alors que les 14 autres forment des bâtons légèrement arqués;
- 1,2 μ : 2 chromosomes sont rectilignes et 2 dessinent des «V» symétriques.

3. *Jacquinia aurantiaca* (Pl. VI, fig. h) :

Les 36 chromosomes qui constituent la garniture diploïde de cette espèce forment, dans le plan équatorial, des plaques somatiques de 6,4 μ de diamètre. L'épaisseur moyenne de ces chromosomes est de 0,2 μ . Ils peuvent être groupés de la manière suivante d'après leurs formes et leurs longueurs :

- 1,6 μ : 4 chromosomes en forme de canne;
- 1,2 μ : 2 chromosomes constituent des bâtons rectilignes, 2 dessinent des «V» largement ouverts, deux autres sont des crochets;
- 1 μ : 10 chromosomes sont de petits bâtons incurvés, 4 sont en «V» isobrachiaux, deux dessinent de petits crochets;
- 0,8 μ : 2 chromosomes sont des «V» symétriques, 8 ont la forme de bâtonnets faiblement incurvés.

4. *Deherainia smaragdina* (P. VI, fig. i) :

Nous avons dénombré chez cette espèce $2n = 26$ chromosomes sur des plaques équatoriales occupant une surface de $6,6 \mu$ de diamètre. Ces chromosomes peuvent être répartis en quatre groupes, leur épaisseur est d'environ $0,3 \mu$:

— $1,6 \mu$: 4 chromosomes sont rectilignes, deux forment des «V» isobrachiaux, quatre autres dessinent des crochets ;

— $1,2 \mu$: 4 chromosomes sont en «U» largement ouverts, 4 ont des formes de crochets ;

— 1μ : 2 chromosomes sont des «V» symétriques, les 12 autres forment des bâtonnets arqués ;

— $0,8 \mu$: 4 chromosomes incurvés.

8. ANAPHASE.

L'ascension polaire se déroule symétriquement par rapport au plan équatorial. Toutefois, chez les *Clavija*, tandis que les chromosomes les plus petits se sont déjà contractés dans la région polaire, les deux chromosomes munis d'un «Köpfchen» apparaissent encore nettement, en raison de leur taille supérieure et de la position subterminale du centromère (Pl. VII, fig. 13). On pourrait également supposer que ces chromosomes sont retardataires. Dans un stade ultérieur, les chromosomes situés dans plusieurs plans forment une masse en arc de cercle, très chromatique et indéchiffrable.

PHASES NUCLÉAIRES

A. TÉLOPHASE.

Seuls les phénomènes propres au genre *Clavija* sont présentés ici : après le dépôt d'une membrane nucléaire, le noyau est allongé parallèlement à l'équateur. Les chromosomes contractés se dés spiralisent et font place à un réseau d'abord très serré, puis de plus en plus lâche (Pl. VII, fig. 10). Parallèlement à ces phénomènes, le volume du noyau augmente, tandis que l'intensité chromatique diminue. Les plus grands chromosomes se dés spiralisent incomplètement pour former les plus grands chromocentres. En fin de télophase, le noyau a encore une forme ovoïde (7μ de longueur).

B. INTERPHASE.

Le noyau interphasique est généralement sphérique; son diamètre est de 7μ tandis que celui du nucléole mesure $2,4 \mu$. L'enchylème coloré en rose après Feulgen est parcouru par un réseau lâche de chromatine sur lequel se détachent 2 ou 3 chromocentres de 1μ ; ces derniers ont parfois une forme allongée et peuvent, dans ce cas, mesurer $1,6 \mu$ (Pl. VII, fig. 7). C'est donc que ces chromocentres représentent les plus grands chromosomes à dés spiralisation incomplète. On peut aussi observer des chromocentres plus petits (environ $0,3 \mu$). La structure de ce noyau est donc semi-réticulée chromocentrique.

C. NOYAU QUIESCENT.

Dans la région de la coiffe il est plus petit que le noyau interphasique (diamètre 5μ), mais plus chromatique. Au contraire, dans les régions éloignées du méristème, l'enchylème du noyau quiescent est moins coloré. Mais sur le réticulum apparaissent des chromocentres de $0,8 \mu$ (Pl. VII, fig. 12).

D. PROPHASE.

Les chromosomes vont s'individualiser à partir de l'épaississement et du raccourcissement des filaments chromatiques. Les chromocentres deviennent plus nombreux et leur taille augmente ($0,8 \mu$). Ils prennent des formes variables et sont reliés par un

réseau coloré (Pl. VII, fig. 8). Dès le début de la prophase, on observe deux bandes chromatiques atteignant 2μ : ce sont les plus grands chromosomes dont la spiralisation est déjà achevée. Le diamètre du noyau atteint $8,8 \mu$ alors que la caryolymphe est à peine visible. Des filaments sinueux et enchevêtrés occupent l'espace nucléaire, le nucléole étant très volumineux (diamètre 3μ). A ce stade, les deux plus grands chromosomes ont la forme qu'ils présentent lors de la métaphase et sont déjà dédoublés. Toutefois les Köpfchen ne sont pas encore visibles. La membrane et le nucléole ayant disparu, l'enchylyème est incolore. Les filaments chromatiques ont une taille supérieure à celle des chromosomes (Pl. VII, fig. 9), puis se rétractent; ils sont encore situés dans plusieurs plans (prémétaphase Pl. VII, fig. 10). Ils vont ensuite se disposer dans le plan équatorial et après une légère décontraction ils forment la plaque métaphasique.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

1. La structure nucléaire.

A. MYRSINACÉES.

Dans l'ensemble, nous avons constaté que chez les Myrsinacées la structure nucléaire est homogène. Les noyaux possèdent un réticulum peu dense, faiblement coloré, et des chromocentres. Ce sont des noyaux disréticulés, suivant la définition qu'en donnent POTY et HAMEL et sont assimilables à des noyaux semi-réticulés chromocentriques, tels que les décrit C. DELAY. Cet auteur remarque « la grande fréquence de noyaux peu chromatiques aréticulés et semi-réticulés chez les Dicotylédones arborescentes » et estime que 73 % des noyaux des plantes ligneuses sont pauvres en chromatine. La structure nucléaire des Myrsinacées confirme cette hypothèse.

a. Le réticulum.

Il est généralement bien net, rose foncé, après la réaction de Feulgen et, dans l'ensemble, visible dans tout le noyau, car il se distingue de l'enchylyème rose pâle. Chez certaines espèces toutefois, les *Ardisia Cadierei*, *A. sanguinolenta*, *A. japonica*, la caryolymphe est plus chromatique que chez les autres. Le réticulum correspond à des fragments de chromonémas dont la désérialisation est inachevée et dont les spires sont lâches.

D'autre part, après la réaction de Feulgen, l'enchylyème des noyaux interphasiques est coloré en rose pâle. Cette chromatocité diminue au cours de la prophase, tandis que les chromosomes se constituent. Comme la chromatine ne semble pas devoir être combinée à l'enchylyème car elle est habituellement structurée sous la forme d'un réseau ou de chromocentres, nous pouvons supposer qu'il existe un réseau dont les éléments sont si fins qu'ils ne sont plus visibles au microscope optique. Donc chez les Myrsinacées, comme dans beaucoup d'autres familles, le réticulum est composé de fragments de chromatine dont la désérialisation est plus ou moins complète.

b. Les chromocentres.

Leurs formes et leurs dimensions varient suivant les espèces ($0,2 \mu$ à $0,8 \mu$). On peut remarquer que les plus grands sont composés de l'association de chromocentres plus petits, chez les *Ardisia sanguinolenta*, *A. Cadierei*, *A. japonica* et *Aegiceras corniculatum*. Chez la plupart des Ardisiées et des Myrsinées, ils sont moins nombreux que les chromosomes, mais parfois, dans certains cas, assez volumineux; on a là des noyaux disréticulés du type B. Au contraire, chez les Maesidées, on compte pratiquement autant de chromocentres que de chromosomes; ces noyaux disréticulés sont alors du type C.

D'après HAMEL (1953), les chromocentres représentent des fragments des chromonémas non désérialisés, dont les spires sont relativement serrées. Lorsque les chro-

nocentres sont en plus petit nombre que les chromosomes, cet auteur admet qu'il s'agit des chromonémas des chromosomes les plus longs qui n'ont pu poursuivre leur dés spiralisation. Si nous confrontons nos résultats avec cette hypothèse nous remarquons, en effet, que les dimensions des chromosomes de ces espèces sont de l'ordre de $0,8 \mu$ à 2μ . Pour l'*Ardisia polycephala* nous avons dénombré environ quarante chromocentres, et nous retrouvons le même nombre de chromosomes mesurant de $1,2 \mu$ à $1,6 \mu$. Ces chromocentres semblent donc correspondre aux chromonémas des plus longs chromosomes. Mais chez les espèces à garniture chromosomique importante, ces résultats sont plus difficiles à vérifier car les chromocentres forment des chromocentres collectifs. Nous pouvons, en effet, observer chez ces derniers une lumière centrale, et dès le début de la prophase ces chromocentres se fragmentent pour former des corpuscules plus petits et de même dimension que les autres. D'après C. DELAY ces chromocentres correspondraient « aux régions proximales des chromosomes qui subissent une désintégration ménagée, les chromonémas se dés spiralisent mais restent assez épais et bien colorables, ils s'agglomèrent ensuite pour former des amas ». Dans le cas des Ardisiées, ces chromocentres semblent plutôt correspondre à ces chromosomes qui auraient une grande affinité et resteraient groupés en télophase. Ensuite, incomplètement dés spiralisés, ils formeraient des chromocentres collectifs.

c. La chromatocité.

On remarque, d'une manière générale, que les noyaux interphasiques de cette famille sont très chromatiques, en particulier dans les tribus des Ardisiées et des Myrsinées qui ont une garniture diploïde assez importante. Au contraire, les noyaux des Maesidiées, qui ont $2n = 20$ chromosomes, sont faiblement colorés après la réaction de Feulgen. La chromatocité du noyau interphasique semble liée au nombre de chromosomes qui caractérise l'espèce envisagée, le volume du noyau étant sensiblement le même.

d. Le noyau quiescent.

Il diffère peu du noyau interphasique. Il est plus volumineux, mais le diamètre du nucléole est inférieur à celui du nucléole interphasique. Souvent les chromocentres prennent la forme arquée qu'ils affectent en début de prophase, mais le réticulum demeure bien net tandis que la caryolymphe est claire. Le noyau quiescent présente l'aspect d'un noyau en début de prophase (forme des chromocentres, caryolymphe peu colorée). Il semble donc qu'après un stade interphasique, ce noyau entame un nouveau cycle mitotique qui est très rapidement bloqué, peut-être par des facteurs externes, car les noyaux quiescents que nous avons observés se situent dans les tissus différenciés. Dans la région de la coiffe, on constate que les noyaux ont un diamètre réduit (4 à 5μ) et que leur caryolymphe est vivement colorée en rose après la réaction de Feulgen. Dans cet enchylème, se remarquent des amas de chromatine atteignant $1,6 \mu$, en particulier chez les *Ardisia Cadieri* et *Myrsine africana*. Ce phénomène est peut-être dû au fait que le réseau est réparti dans un petit volume, ce qui expliquerait la coloration plus intense.

Ainsi, chez les Myrsinacées le noyau interphasique entre dans une nouvelle phase mitotique alors que la catachromase des chromonémas n'est pas totalement achevée.

B. THÉOPHRASTACÉES.

L'étude de quatre espèces de Théophrastacées montre que, chez ces plantes, les noyaux interphasiques possèdent une structure semi-réticulée chromocentrique. Chez le *Deherainia smaragdina* et le *Hacquinia aurantica*, le réseau est à mailles assez fines, parsemées de chromocentres généralement petits et de même dimension

(0,3 μ). Au contraire, le réticulum nucléaire des *Clavija* est plus lâche et l'on peut remarquer plusieurs chromocentres de 0,8 μ représentant les fragments non déspiralisés des chromonémas appartenant aux chromosomes munis de Köpfchen.

La chromatocité des noyaux interphasiques est variable. L'enchylème des noyaux des *Jacquinia* et *Deherainia* est légèrement plus teinté que celui des deux *Clavija*. Or l'hypothèse selon laquelle la chromatocité du noyau dépend du nombre chromosomique est à écarter ici, car nous avons dénombré, pour toutes ces espèces, $2n = 36$ chromosomes. Toutefois, chez les *Deherainia* et *Jacquinia*, le réseau est plus dense, ce qui permet d'expliquer peut-être cette différence de coloration.

Chez les *Clavija*, le noyau quiescent de la région de la coiffe présente deux masses de chromatine dont la longueur peut atteindre 1,6 μ et constituées probablement par les chromonémas des grands chromosomes à « Köpfchen », dont la désspiralisation est très incomplète. D'autre part l'enchylème de ces noyaux paraît nettement rosé après le réactif de Schiff.

2. Les caractères chromosomiques et leurs rapports avec la structure nucléaire.

A. MYRSINACÉES.

Les chromosomes des Myrsinacées peuvent être classés dans la catégorie des chromosomes courts puisque leurs dimensions sont comprises entre 0,8 et 3 μ . D'après C. DELAY : « les noyaux euréticulés et réticulés correspondent à des chromosomes longs, tandis que les noyaux semi-réticulés et aréticulés se trouvent chez les espèces à chromosomes courts ». L'étude des Myrsinacées confirme ce résultat.

Si on fait la moyenne de leur longueur, on trouve que les chromosomes des Maesidées sont légèrement plus grands (1,7 μ) que ceux des Ardisiées (1,5 μ), des Myrsinées (1,3 μ) et des Aegicératoïdées (0,9 μ). On peut donner de ce phénomène l'explication suivante : on observe, chez les *Maesa*, des chromosomes atteignant 3 μ , alors que chez les autres espèces les plus grands chromosomes ne mesurent que 1,6 μ ou 2 μ . Leur épaisseur est en moyenne de 0,3 μ , sauf chez les Myrsinées où les chromosomes sont dédoublés dès le début de la métaphase, ce qui explique leur épaisseur de 0,6 μ . Leurs formes sont variées : on observe des bâtonnets plus ou moins rectilignes, des virgules, des « V » isobrachiiaux ou hétéobrachiiaux, des crochets.

Le diamètre des plaques métaphasiques est sensiblement constant : 8 μ , sauf chez les espèces à chromosomes nombreux (*Ardisia japonica*, *A. Cadieri*, *A. guadalupensis*) où ils se disposent sur une surface de 12 μ de diamètre.

B. THÉOPHRASTACÉES.

Les chromosomes de cette famille sont aussi à ranger parmi les chromosomes courts (leurs dimensions sont comprises entre 0,8 μ et 2 μ). La moyenne de leurs longueurs donne 1 μ pour les *Clavija* et *Jacquinia*, alors que pour le *Deherainia smaragdina* on obtient 1,5 μ . Leur épaisseur est en moyenne de 0,3 μ . Il faut mettre à part les deux *Clavija* où l'on constate la présence de deux chromosomes plus épais (0,6 μ) car, dès la prémétaphase, ils sont dédoublés. Ces mêmes chromosomes ont une longueur supérieure à la moyenne et présentent des appendices punctiformes. Or ces *Clavija spinosa* et *C. cauliflora* sont dioïques. D'après leur comportement particulier (retard à l'anaphase, désspiralisation incomplète) nous pouvons peut-être supposer que ces deux chromosomes représentent des chromosomes sexuels. Malheureusement nous n'avons pu observer les fleurs de ces plantes et donc en connaître le sexe. De par leur structure nucléaire et la taille de leurs chromosomes, les Myrsinacées et les Théophrastacées présentent donc certaines analogies.

3. La mitose.

A. MYRSINACÉES.

Comme nous l'avons établi, elle se déroule selon un processus identique. Bien qu'il s'agisse d'un phénomène continu, on peut reconnaître dans la prophase de toutes les espèces étudiées trois figures caractéristiques : les chromocentres arqués sont reliés d'abord par un réticulum, puis des filaments plus ou moins contournés serpentent dans tout le volume nucléaire, enfin, les filaments devenus plus épais et légèrement contractés paraissent plus courts que les chromosomes métaphasiques. Lors de la métaphase les chromosomes se mettent sensiblement dans un même plan, sauf chez les espèces à garniture chromosomique importante où les chromosomes ne paraissent pas disposer d'une surface suffisante. Ils se placent alors dans des plans très voisins, fait qui rend leur dénombrement plus malaisé. Chez ces espèces, les *Ardisia Cadieri*, *A. sanguinolenta*, *A. japonica*, l'ascension anaphasique n'est pas synchronisée comme le prouvent les groupes de chromosomes retardataires. Il semble que cette absence de synchronisme soit due au nombre élevé de chromosomes; certains d'entre eux, présentant une tendance à se grouper plus particulièrement, amorcent leur ascension anaphasique avant les autres. Dans l'ensemble, les plaques métaphasiques sont assez nombreuses, l'activité mitotique paraît importante, en particulier chez les Ardisiées.

B. THÉOPHRASTACÉES.

Chez les représentants des genres *Deherainia* et *Jacquinia*, la mitose se déroule selon les mêmes processus que ceux qui viennent d'être décrits. Ces phénomènes ont fait l'objet de quelques remarques concernant les deux *Clavija*. Ces deux espèces possèdent deux chromosomes à « Köpfchen » qui semblent retardataires à l'anaphase. Dans ce cas, le nombre élevé de chromosomes n'intervient nullement car nous avons dénombré $2n = 36$. C'est à la structure de ces chromosomes que semble lié ce décalage dans l'ascension polaire. En effet, alors que les autres sont déjà rassemblés aux pôles, ils ont encore la structure qu'ils présentent lors de la métaphase.

Nous avons pu fixer des racines de juillet à avril. L'activité mitotique est réduite l'hiver et les plaques métaphasiques trouvées dans les racines fixées pendant cette période sont difficiles à déchiffrer car les chromosomes sont tassés les uns contre les autres. L'état de la chromatine semble donc dépendre de la date de fixation, ce qui nous amènerait à penser que les facteurs externes ont une influence sur la structure des chromosomes.

L'étude comparative de la structure nucléaire et de la mitose chez les Myrsinacées et les Théophrastacées permet de conclure à de nombreuses ressemblances. Ainsi est-on conduit à admettre que ces deux familles sont très voisines et deux hypothèses peuvent être envisagées : soit qu'elles dérivent d'un ancêtre commun à partir duquel elles ont évolué parallèlement, soit que ces deux familles présentent simplement des caractères de convergence. Il conviendra de revenir sur ce problème.

4. Liste des nombres chromosomiques.

	<i>n</i>	<i>2n</i>
MYRSINACÉES :		
Myrsinoïdées :		
Ardisiées,		
<i>Ardisia crenata</i> Roxb. (= <i>A. cris-</i>		
<i>pa</i> A. DC.)	23	DAHLGREN (1915).
<i>A. crenata</i> Roxb.	46	SUGIURA (1936).
	24	LACOUR (1945).

	n	2n	
<i>A. polycephala</i> Wallich.		48	FAURE (1966).
<i>A. squamulosa</i> Presl.		48	CHUANG <i>et al.</i> (1963).
<i>A. Sieboldii</i> Miq.		48	CHUANG <i>et al.</i> (1963).
<i>A. japonica</i> Blume		96	FAURE (1966).
<i>A. sanguinolenta</i> Duchass.		96	FAURE (1966).
<i>A. Cadierei</i> Guillaumin		96	FAURE (1966).
<i>Icacorea paniculata</i> Sudworth.		46	FAURE (1966).
Myrsinées :			
<i>Myrsine Seguinii</i> Lévillé		46	CHUANG <i>et al.</i> (1963).
<i>M. africana</i> L.		46	FAURE (1966).
<i>Rapanea</i> sp.		24	BORGMANN (1964).
Maesoidées :			
<i>Maesa perrottetiana</i> A. DC.	10		GAJAPATHY (1962).
<i>M. argentea</i> Wallich.		20	FAURE (1966).
<i>M. lanceolata</i> Forsk.		20	FAURE (1966).
Aegiceratoidées :			
<i>Aeciceras corniculatum</i> (L.) Beco.		46	FAURE (1966).
THÉOPHRASTACÉES :			
<i>Clavija</i> sp.		36	S. et G. MANGENOT (1962).
<i>C. cauliflora</i> Regel		36	FAURE (1966).
<i>C. spinosa</i> Vell		36	FAURE (1966).
<i>Jacquinia aurantiaca</i> Bert.		36	FAURE (1966).
<i>Deherainia smaragdina</i> Decne.		36	FAURE (1966).

5. Essai de classification caryo-taxinomique des Myrsinacées et des Théophrastacées.

Les données caryologiques qui viennent d'être rassemblées permettent-elles de répondre aux questions posées au début de ce travail? C'est ce que nous allons tenter de faire en les confrontant aux caractères morphologiques et anatomiques déterminés par les taxinomistes, à ceux que fournit la palynologie. Déjà, nous pouvons affirmer, d'après la structure nucléaire et d'après l'évolution mitotique, que les Myrsinacées et les Théophrastacées constituent des familles voisines. En est-il de même d'après les caractères des chromosomes? Il convient de rechercher d'abord à travers les nombres chromosomiques observés quels doivent être les nombres de base, puis de trouver s'il peut exister entre eux des relations simples, enfin, à l'aide de celles-ci, comment les différents genres ont pu évoluer, comment les familles se sont différenciées et qu'elles peuvent être leurs affinités avec les familles dont on les rapproche habituellement.

Passons d'abord en revue les nombres chromosomiques en suivant l'ordre systématique.

A. MYRSINACÉES

a. SOUS-FAMILLE DES MYRSINOIDÉES.

1. Tribu des Ardisiées :

Nous avons étudié cinq espèces du genre *Ardisia*, ce qui est peu, eu égard à l'importance d'un genre qui groupe 250 espèces. Nous avons compté $2n = 48$ chromosomes pour l'*Ardisia polycephala*. Ce résultat concorde avec celui de KWAN, CHUANG, CHAO et HU qui établissent ce nombre pour deux espèces : les *A. sieboldii* et *A. squamulosa*,

et celui de LACOUR qui trouve, pour l'*A. crenata*, $2n = 24$ et admet pour nombre de base $x = 12$. D'après nos résultats nous aurions aussi pour base $x = 6$ ou $x = 12$. Dans une étude consacrée à la flore tropicale S. et G. MANGENOT distingue les nombres de base d'origine (2, 3, 4, 5, 6...) et les nombres de base dérivés (10, 11, 12...) Si nous admettons pour nombre de base $x = 6$, l'*Ardisia polycephala* est un octoploïde, mais le problème de la polyploidie sera abordé ci-dessous.

Nous avons d'autre part compté, chez l'*Icacorea paniculata*, une autre Ardisiée, 46 chromosomes somatiques, retrouvant ici le nombre de base $x = 23$ (et non $x = 13$ comme l'indiquent DARLINGTON et WYLIE) proposé par SUGIURA, qui confirmait ainsi les travaux de DAHLGREN sur l'*Ardisia crenata*. Pour cette espèce, le nombre de base est très contesté puisque LACOUR propose $x = 12$ et SUGIURA $x = 23$. Ce nombre de base, $x = 23$, est un nombre dérivé. On peut envisager qu'à partir d'un type primitif, deux lignées d'Ardisiées se sont séparées : une série qui admet pour nombre de base $x = 23$, nombre qui pourrait peut-être provenir de la perte de deux chromosomes lors d'une méiose anormale chez une plante à $2n = 48$ et nous aurions alors une disomie; une seconde lignée ayant pour nombre de base $x = 12$. On peut aussi remarquer que les espèces étudiées sont réparties géographiquement dans l'est asiatique (Japon, Birmanie, Chine, Cambodge) alors que l'*Icacorea paniculata* se trouve en Floride. D'autre part, on observe que ses fleurs évoluent vers la tétramérie, alors que les autres plantes ont des fleurs pentamères. Ce phénomène confirmerait, pour cet *Icacorea*, une évolution différente de celle des autres Ardisiées.

Nous avons également dénombré $2n = 96$ chromosomes chez les *Ardisia Cadieri*, *A. sanguinolenta* et *A. japonica*. Nous retrouvons ici le nombre de base $x = 6$ ou $x = 12$. Si nous admettons pour base $x = 6$, nous obtenons, pour ces espèces, un degré de polyploidie élevé puisque le nombre de base serait multiplié par 16. Il serait vain, sans doute, d'espérer retrouver les espèces ancestrales qui ont vraisemblablement disparu. Comme le suggère GORENFLOT, « l'étude de l'association secondaire des chromosomes, le nombre des satellites et des nucléoles peuvent fournir des preuves supplémentaires, à condition d'interpréter les résultats avec prudence »; que voyons-nous ici? Tous les noyaux que nous avons observés sont uninucléolés et nous n'avons pas rencontré de chromosomes satellifères. Mais nous retrouvons souvent les mêmes chromosomes, spécialement des « V » isobranchiaux ou hétéobranchiaux; les chromosomes étant nombreux, il est difficile de les mesurer avec une précision suffisante pour retrouver les chromosomes identiques. On remarque toutefois, chez l'*A. japonica*, huit chromosomes isobranchiaux de 2μ . Ce serait peut-être un octoploïde; dans ce cas l'*A. polycephala* serait un tétraploïde; et dès lors il faudrait admettre que le nombre de base est $x = 12$ et non $x = 6$. Ces polyploïdes sont probablement obtenus à partir d'hybrides et nous aurions alors des allopolyploïdes et peut-être même des autoallopolyploïdes. Le comportement de certains chromosomes à l'anaphase pourrait confirmer cette hypothèse, ainsi que les chromocentres composés du noyau interphasique qui montrent l'affinité particulière de quelques groupes de chromosomes.

Les Ardisiées actuelles sont donc des polyploïdes, appartenant à des séries caryologiques ayant des nombres de base dérivés, $x = 12$ et $x = 23$; nous sommes là en présence de plantes dont on n'a pas retrouvé les ancêtres possédant les nombres chromosomiques d'origine, et dont les ancêtres diploïdes ont même probablement disparu.

Il semble donc que, dans cette tribu, le nombre des polyploïdes soit élevé. Or, d'après S. et G. MANGENOT, « une flore comprend d'autant plus d'éléments polyploïdes qu'elle est plus ancienne ». Cette remarque peut sans doute être appliquée à chacun des genres constituant ces flores et nous amène à admettre, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, que les Ardisiées doivent constituer la plus ancienne tribu des Myrsinacées.

2. Tribu des *Myrsinées* :

Peu d'études portent sur cette tribu. En effet, sur les 26 genres qu'elle comprend, deux seulement ont été examinés d'un point de vue caryologique. BORGMANN a dénombré $2n = 24$ chromosomes pour un *Rapanea* sp. et CHUANG CHAO, HU et KWAN ont compté 46 chromosomes somatiques chez le *Myrsine seguinii*. Nous avons obtenu le même résultat pour le *M. africana*, dont les chromosomes ont la particularité d'être dédoublés dès le début de la métaphase. Il n'a pas été possible de comparer nos propres observations à celles de ces auteurs, car ils n'ont publiés que des nombres chromosomiques. Toutefois, ces résultats, nous posent un problème identique à celui soulevé par la tribu des Ardisiées. Il faut en effet distinguer deux lignées : une série de plantes dont le nombre de base serait $x = 12$ et une autre série qui aurait $x = 23$. Dans cette tribu, nous savons que le *Myrsine africana* se trouve aussi bien en Chine, que dans les Açores et l'Afrique du Sud, tout comme le genre *Rapanea* a des représentants dans ces mêmes régions, à l'exception de l'espèce américaine, le *Rapanea guianensis*, dont le nombre chromosomique n'a malheureusement pas été déterminé.

A propos de la sous-famille des Myrsinoïdées, nous pouvons ainsi supposer que les deux tribus ont connu, à partir d'un ancêtre primitif, une évolution parallèle, puisqu'on retrouve des représentants à $x = 12$ et à $x = 23$. Pour les Ardisiées il semble que les types dérivant de $x = 23$ soient sur le continent américain, alors que pour les Myrsinées, le type $x = 23$ est réparti dans l'ancien monde.

b. SOUS-FAMILLE DES MAESIDÉES.

Cette sous-famille n'est représentée que par le genre *Maesa* qui groupe environ 100 espèces. Nous avons compté pour deux de celles-ci, les *M. argentea* et *M. lanceolata*, $2n = 20$ chromosomes. Notre résultat concorde avec celui de GAJAPATHY qui a dénombré $n = 10$ bivalents chez le *M. perottetiana*. Par leur longueur plus grande, les chromosomes de ces plantes se distinguent de ceux des autres Myrsinacées. D'autre part, le faible nombre de leurs chromosomes montre qu'il s'agit peut-être d'un groupe plus ancien que les espèces précédentes. On peut admettre que le nombre de base est $x = 10$, ce qui distingue cette sous-famille des Myrsinoïdées. Ce nombre peut être dérivé de $x = 4$ et $x = 6$ par allopolyploidie, mais nous n'avons pas trouvé dans nos dénombrements le nombre de base $x = 4$; il nous reste l'hypothèse que $x = 10$ est peut-être obtenu à partir de $x = 9$ par adjonction d'un chromosome surnuméraire.

Cette sous-famille semble s'être assez vite détachée des Myrsinoïdées à partir d'un phylum commun. Le petit nombre des chromosomes laisse supposer qu'elle est probablement ancienne et d'autre part réfractaire à la polyploidie. Elle se distingue des autres Myrsinacées par la fréquence du dioïsme et l'évolution de l'ovaire. En effet on observe tous les types de passage de l'ovaire supère à l'ovaire à demi-infère. Par exemple, chez le *M. lanceolata*, l'ovaire est à demi-infère, alors que, chez le *M. argentea*, il est aux trois quarts infère.

c. SOUS-FAMILLE DES AEGICÉRATOÏDÉES.

Cette sous-famille n'est représentée que par le genre *Aegiceras* qui compte seulement deux espèces. Chez l'*Aegiceras corniculatum*, nous avons dénombré $2n = 46$ chromosomes. Par sa structure nucléaire et son nombre chromosomique, le genre *Aegiceras* serait à rapprocher de la sous-famille des Myrsinoïdées. Toutefois ses représentants se distinguent des autres Myrsinacées par leur habitat particulier, la mangrove, et par leur répartition géographique comprise entre le sud-est asiatique et le nord-est de l'Australie. En outre ils présentent des caractères anatomiques et morphologiques distincts; les inflorescences sont en ombelles, les bractées sont absentes, le fruit est une capsule arquée, et l'embryon courbe, germe à l'intérieur du péricarpe.

Enfin, nous avons observé que les chromosomes de l'*Aegiceras corniculatum* sont de dimensions légèrement inférieures à celles des chromosomes des autres Myrsinacées.

D'après nos observations caryologiques, les Aegicératoïdées et les autres sous-familles des Myrsinacées pourraient dériver d'un ancêtre commun; il semble cependant que les premières se soient rapidement détachées des secondes. En effet, les Aegicératoïdées ont probablement dû s'adapter à des conditions climatiques particulières, ce qui explique leurs différences anatomiques et morphologiques et surtout leur localisation à l'intérieur d'une zone géographique réduite. Dans cette perspective il nous paraît préférable de ne pas adopter le point de vue d'HUTCHINSON qui distingue très nettement deux familles, les Myrsinacées et les Aegicératacées; nous avons tendance, ainsi que MELCHIOR, à classer les *Aegiceras* parmi les Myrsinacées, en raison de leur origine commune, et à les placer dans une sous-famille qui leur serait propre en raison de leurs caractères distinctifs.

B. THÉOPHRASTACÉES

Les nombres chromosomiques semblent constants dans cette famille. Les quatre espèces ayant fait l'objet d'un dénombrement chromosomique appartiennent à trois genres différents et elles ont $2n = 36$ chromosomes. Nous retrouvons le résultat de S. et G. MANGENOT qui ont étudié un *Clavija* sp. : le nombre de base peut être $x = 6, 9, 12, 18$. Nous avons observé deux chromosomes caractéristiques munis d'un « Köpfchen » dans les noyaux des *Clavija cauliflora* et *C. spinosa*, ce qui nous conduirait à conclure que nous sommes en présence de diploïdes. Le nombre de base serait dans ce cas $x = 18$. La stabilité du nombre chromosomique des Théophrastacées montre que cette famille a probablement évolué sans la formation de polyplôïdes.

* *

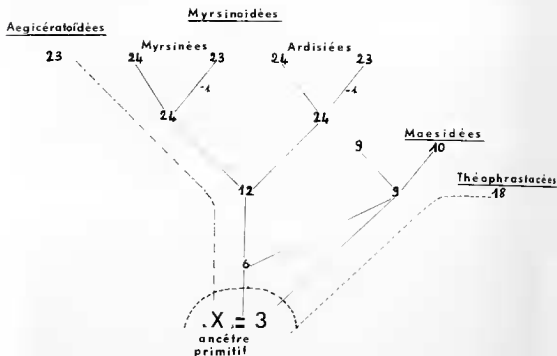
Dans l'ensemble, les nombres chromosomiques se sont révélés assez homogènes. Nous trouvons, pour nombres de base, $x = 12, 23, 10, 18$. Toutes ces plantes ont été très peu examinées cytologiquement, seules 20 espèces ont été étudiées, si nous réunissons nos résultats à ceux déjà publiés; nous essaierons cependant d'établir les rapports existant entre ces différents groupes de plantes.

La famille des Myrsinacées est relativement récente puisque les représentants datent de la fin du Crétacé et du début du Tertiaire. Ils ont été signalés au Nord de l'Europe, au Groënland et en Alaska. On peut donc supposer qu'il y a eu très tôt séparation des deux lignées d'Ardisiées et des Myrsinées qui ont ensuite évolué différemment; c'est le cas de l'*Icacorea paniculata* qui a pour nombre de base $x = 23$, et dont les fleurs deviennent tétramères. Au contraire, chez les Myrsinées, le type ayant pour nombre de base $x = 12$, est représenté en Amérique alors que les espèces tropicales d'Afrique et d'Asie ont pour base $x = 23$.

Les Théophrastacées présentent de nombreux points communs avec les Myrsinacées; la structure nucléaire est voisine, les phénomènes mitotiques se déroulent d'une manière identique. D'autre part, d'après les nombres de base, nous pouvons supposer que ces deux familles ont eu un ancêtre commun très ancien dont elles se seraient détachées pour évoluer parallèlement. En effet, $x = 18$ dérive probablement de $x = 9$, or $x = 9$ peut être obtenu par allopolyploïdie à partir de $x = 6$ et de $x = 3$. D'autre part, $x = 12$ provient vraisemblablement de $x = 6$ par doublement de la garniture chromosomique.

Nous pouvons donc supposer que le type ancestral avait pour base $x = 3$. A partir de cet ancêtre commun, quatre phylums peuvent se séparer. Dans le premier phylum, qui évolue vers le nombre de base $x = 12$ en passant vraisemblablement par des formes

ayant $x = 6$, les Ardisiées et les Myrsinées se différencient, puis suivent alors une évolution parallèle aboutissant à un nombre de base $x = 24$, puis par perte d'un chromosome à $x = 23$. A partir de $x = 6$ se différencie un second phylum qui, comme le premier, conduit au nombre de base $x = 23$; ce groupe constitue les Aegicératoïdées. Par allopolyploïdie entre $x = 6$ et $x = 3$ se constitue une troisième lignée basée sur le nombre $x = 9$. Par adjonction d'un chromosome surnuméraire nous arrivons aux Maesidées qui ont pour base $x = 10$. Il serait intéressant d'étudier d'autres Maesidées, car il serait alors peut-être possible de trouver des espèces plus primitives ayant 18 chromosomes somatiques. Enfin, un quatrième phylum a connu une évolution parallèle, conduisant à la formation d'espèces caractérisées par le nombre de base $x = 18$ et qui constituent les Théophrastacées. On peut donc esquisser un tableau évolutif représenté dans le schéma ci-dessous.



Ainsi, d'après nos recherches, nous serions tentés de classer le genre *Aegiceras* parmi les Myrsinacées, dont les Aegicératoïdées constitueraient une sous-famille. D'autre part, l'hypothèse des anciens auteurs qui avaient groupé les Myrsinacées et les Théophrastacées en une seule famille est en partie justifiée par la caryologie et la cytologie. Toutefois, il peut être préférable de les distinguer malgré tout, car elles ont évolué de manière différente, les Théophrastacées étant exclusivement représentées en Amérique et offrant, ainsi que nous l'avons indiqué, des caractères anatomiques et morphologiques qui leur sont particuliers.

* *

Peut-on tirer de cette discussion, quelques renseignements propres à faire comprendre comment ont pu évoluer ces deux familles.

Nous avons vu que la structure nucléaire observée chez les représentants de ces deux familles est semi-réticulée chromocentrique. D'après JANNAKI AMMAL : « On

trouve le plus souvent des petits chromosomes avec noyaux aréticulés ou semi-réticulés chez les Dicotylédones arborescentes considérées habituellement comme primitives, tandis que chez les plantes herbacées plus évoluées on trouve des noyaux plus riches en chromatine réticulés ou euréticulés ». Cet auteur pense que les espèces ligneuses ont de petits chromosomes, arbres et arbustes étant moins évolués que les plantes herbacées. Donc, au cours de l'évolution il y aurait une tendance à l'allongement des chromosomes et à un enrichissement en chromatine.

Confrontons cette hypothèse avec nos résultats. Nous aurions donc ici deux familles de plantes primitives d'après leur structure nucléaire. Or tous les auteurs placent les Myrsinacées parmi les plantes ligneuses dont le degré d'évolution est élevé. En effet le dioïsme est fréquent, en particulier chez les *Clavija* et les *Maesa*, les phénomènes de polyembryonie sont nombreux chez les Ardisiées, l'ovaire à demi-infère des Maesidées est un caractère évolutif intéressant; d'autre part toutes les fleurs sont gamopétales et chez les Théophrastacées un cycle d'étamines est avorté.

En outre M. FOUËT, dans son étude des Malpighiacées, arrive à la conclusion suivante : « on assisterait avec l'évolution non plus à un enrichissement en chromatine, mais au contraire à un appauvrissement dû à une réduction de la taille des chromosomes accompagné d'une diminution de l'importance du réseau et de la grosseur des chromocentres ». Par analogie, dans le cas des Myrsinacées et des Théophrastacées, il semble légitime d'admettre que la structure nucléaire n'est pas primitive, ce qui confirmerait la place que leur attribuent les auteurs.



Il convient enfin d'examiner quelles peuvent être les relations existant entre les Myrsinacées et les Théophrastacées et les familles à qui les systématiciens les rattachent habituellement.

Les premiers auteurs qui ont étudié les Myrsinacées (JUSSIEU, de CANDOLLE, BAILLON) les ont groupées, ainsi que les Théophrastacées, avec les Primulacées avec lesquelles, par conséquent, elles ne formeraient pour eux qu'un seul groupe naturel. Puis MEZ a séparé les trois familles pour constituer l'ordre des Primulales. HALLIER considère que les Myrsinacées et les Théophrastacées sont liées aux Primulacées par les Cyclaminées. Or les nombres chromosomiques observés chez les Cyclaminées sont analogues à ceux trouvés chez les Myrsinacées. En effet, on dénombre $2n = 20$, $2n = 48$, $2n = 96$. Cet auteur considère, d'autre part, que les Primulacées herbacées sont plus évoluées que les Myrsinacées ligneuses. Leurs structures nucléaires sont toutefois voisines : les noyaux sont, en effet, semi-réticulés ou réticulés.

HUTCHINSON, fondant sa classification sur la distinction entre plantes herbacées et plantes ligneuses, sépare très nettement les Myrsinacées et les Primulacées et les situe à deux places très éloignées; il crée ainsi un ordre des Myrsinales qu'il rapproche des Rhamnales et des Célastrales. Chez les Rhamnales, les étamines sont opposées aux lobes de la corolle comme chez les Myrsinacées, mais tandis que les premières sont dialypétales, les secondes sont gamopétales. Les nombres de base des Célastrales sont $x = 10$ et $x = 12$, comme ceux établis ici respectivement pour les Maesidées et les Ardisiées. Les Célastrales ont une structure nucléaire qui se rapproche de celles des Myrsinacées. On y observe, en effet, des noyaux à structure intermédiaire entre la structure réticulée et semi-réticulée. En outre, BOWDEN a montré pour deux *Celastrus* que $n = 23$, résultat que nous avons trouvé pour deux Ardisiées.

Ainsi, bien que les Myrsinacées puissent être reliées à différents groupes de plantes, d'après leur nombre chromosomique et leur structure nucléaire, elles se rapprochent plus particulièrement des Primulacées. C'est en particulier ce que pense ERDTMAN (1966) d'après les caractères palynologiques observés chez les Théophrastacées, les

Myrsinacées et les Primulacées. Toutes ces observations semblent donc confirmer l'hypothèse de HALLIER.

Cependant, les connaissances actuelles sont encore trop insuffisantes pour avoir une opinion définitive sur tous les problèmes abordés, en raison du nombre très faible de renseignements caryologiques. Aussi les problèmes posés par les Myrsinacées et les Théophrastacées mériteraient-ils une étude exhaustive dépassant largement le cadre de ce travail.

Résumé

Huit nombres chromosomiques ont été déterminés chez les Myrsinacées et quatre chez les Théophrastacées; tous sont nouveaux. Les espèces étudiées de ces deux familles possèdent des noyaux disréticulés à chromocentres; leur mitose régulière correspond à ce type de noyau. Seuls les deux *Clavija* présentent quelques particularités. Un essai caryo-taxinomique s'appuyant sur tous les dénombrements chromosomiques publiés a conduit à proposer un schéma évolutif, certes encore très imparfait, de ces deux familles et à envisager les relations qu'elles peuvent avoir avec les Primulacées d'une part, les Célastrales et les Rhamnales d'autre part, qui ont été rapprochées d'elles par divers auteurs.

Summary

Eight chromosome numbers have been determined for the Myrsinaceae and four for the Theophrastaceae; all are new. The species studied of the two families possess disreticulate nuclei with chromocenters; their normal mitosis corresponds to this type of nucleus. Only the two *Clavija* present some particularities. A caryo-taxonomic study backed up by all the chromosome numbers published has led to the proposal of an evolutionary diagram, of course still imperfect, of these two families and the envisagement of the relations they might have with the Primulaceae on the one hand, and the Celastrales and the Rhamnales on the other, which are proposed with them by several authors.

Zusammenfassung

Bei den Myrsinaceae wurden acht Chromosomenzahlen und bei den Theophrastaceae vier festgestellt; sie sind alle neu. Die schon erforschten Gattungen dieser zwei Familien besitzen unregelmässig netzförmige chromozentrische Kerne; ihre regelmässige Kernspaltung entspricht diesem Kerntyp. Nur die beiden *Clavija* zeigen einige Eigenarten. Ein Karyo-taxinomischer Versuch, der auf sämtlichen schon veröffentlichten Chromosomenzählungen beruht, führte dazu ein Entwicklungsschema dieser beiden Familien, sicher noch sehr ungenügend, vorzuschlagen, und die möglichen Zusammenhänge, welche sie mit den Primulaceae einerseits und mit den Celastrales und Rhamnales andererseits haben zu erwägen, und welche mit ihnen durch verschiedene Autoren in Verbindung gebracht wurden.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILLON (H.), 1892. — Histoire des plantes, Hachette, Paris, tome 11, p. 331.
- DAHLGREN (K. V. O.), 1916. — Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales, *K. sv. Vet. Hand*, 56, 4, p. 1-80.
- DARLINGTON (C. D.) et WYLIE (A. P.), 1955. — Chromosome Atlas of flowering plants, Allen et Unwin, édit., Londres, p. 1-519.
- DE CANDOLLE (A.), 1844. — *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, pars octava, p. 1-684.
- DELAY (C.), 1946-1948. — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames, *Rev. Cytol. et Biolog. végét.*, 9, p. 169-222 et 10, p. 103-228.
- EMBERGER (L.), 1960. — Les végétaux vasculaires in Chadefaud (M.) et Emberger (L.), *Traité de Botanique systématique*, tome 2, fasc. 2, Masson et Cie édit., Paris, p. 755-1539.
- ERDTMAN (G.), 1966. — Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Hafner Publishing Co. édit., New-York-Londres, p. 1-553.
- FOUËT (M.), 1966. — Contribution à l'étude des Malpighiacées. *Adansonia*, 6, p. 457-505.
- GAJAPATHY (C.), 1962. — Chromosome numbers of some South Indian Plants, *Curr. sc.*, 31, p. 115-116.
- GORENFLOT (R.), 1958. — La polyploïdie chez les végétaux, *L'Année biologique*, 34, p. 361-394.
- HALLIER (H.), 1905. — Phylogenetic studies of flowering plants, *New Phytologist*, 5, p. 151-162.
- HAMEL (J. L.), 1953. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Saxifragacées, *Rev. Cytol. et Biolog. végét.*, 14, p. 113-313.
- HUTCHINSON (J.), 1959. — The families of flowering plants, I, Dicotyledons, 2^e édit., Oxford University Press édit., Londres, p. 1-510.
- LACOUR (L.), 1945. — *Myrsinaceae*, in Darlington (C. D.), Jannaki-Ammal (E. K.). The chromosomes atlas of cultivated plants, Allen et Unwin, édit., Londres, p. 207.
- LAWRENCE (G. M. H.), 1955. — Taxonomy of vascular plants, the Mac Millan Cy édit., Londres, p. 1-397.
- MANGENOT (S.), MANGENOT (G.), 1962. — Enquêtes sur les nombres chromosomiques dans une collection d'espèces tropicales, *Rev. de Cytol. et Biolog. végét.*, 25, p. 411-447.
- MELCHIOR (H.), 1964. — Engler (A.), *Syllabus der Pflanzenfamilien*, tome 2, douzième édit., Gebrüder Borntraeger édit., p. 1-666.
- MEZ (C.), 1902. — *Myrsinaceae*, in Engler (A.), *Das Pflanzenreich*, IV, 236, p. 1-437.
- , 1903. — *Theophrastaceae*, in Engler (A.), *Das Pflanzenreich*, IV, 236a, p. 1-48.
- POTY (J.), HAMEL (J. L.), 1967. — Contribution à l'étude caryo-taxinomique des Sterculiacées. *Mémoires Muséum*, Paris, nouv. sér. B, 18, p. 3-35.
- PAX (F.), 1897. — *Myrsinaceae* in Engler (A.) et Prantl (K.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, IV, I, 84-87, p. 270-354.
- STEBBINS (G. L. J.), 1947. — Types of polyploids, *Adv. in Genetics*, 1, p. 403-429.
- SUGIURA (T.), 1936. — A list of chromosome numbers, *Cytologia*, 7, p. 557-559.
- TAKHTAJAN (A.), 1959. — Die Evolution der Angiospermen. G. Fisher édit., Iéna, p. 1-344.
- VAN TIEGHEM (Ph.), 1898. — *Eléments de botanique* II, Masson et Cie édit., Paris, p. 1-612.
- WETTSTEIN (R. von), 1935. — *Handbuch der systematischen Botanik*, 4^e édit., Fr. Deuticke édit., Leipzig und Wien, p. 1-1152.

Les ouvrages suivants n'ont pas pu être consultés :

- BORGMANN (E.), 1964. — Anteil der Polyploiden in der Flora des Bismarckgebirges von Ostneuguinea, *Zeit. f. Bot.*, 52, p. 118-172.
- CHUANG (T. I.), CHAO (C. Y.), HU (W. L.), KWAN (S. C.), 1963. — Chromosome numbers of vascular plants of Taiwan, I, *Taiwania*, 1, p. 51-66.

PLANCH. VI. - Plaques métaphasiques

Ardisia sanguinolenta : fig. a; *Maesa argentea* : fig. b; *Ardisia polycephala* : fig. c; *Myrsine africana* : fig. d; *Maesa lanceolata* : fig. e; *Isacorea paniculata* : fig. f; *Ardisia japonica* : fig. g; *Jacquinia aurentiaca* : fig. h; *Deherainia smaragdina* : fig. i; *Clavija spinosa* : fig. j; *Clavija cauliflora* : fig. k; *Aegiceras corniculatum* : fig. l; *Ardisia Cadieri* : fig. m.

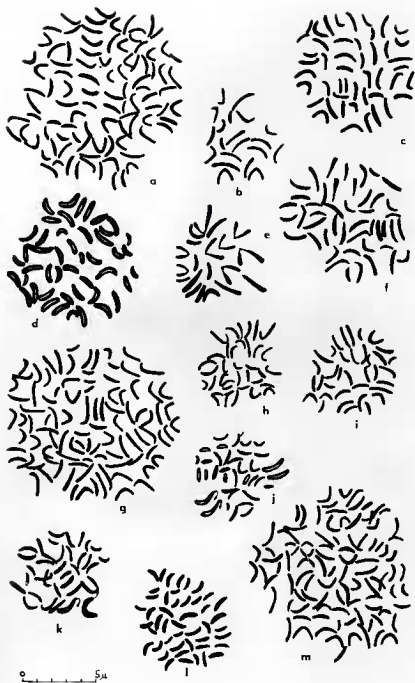


PLANCHE VII

Ardisia polycephala : fig. 1. Noyau interphasique, fig. 2, fig. 3, fig. 4. Prophase à différents stades, fig. 5. Noyau quiescent; *Maesa argentea* : fig. 6. Noyau interphasique; *Clavija cauliflora* : fig. 7. Noyau interphasique, fig. 8, fig. 9. Prophase à différents stades, fig. 10. Prémétaphase, fig. 11. Télophase, fig. 12. Noyau quiescent, fig. 13. Anaphase; *Jacquinia aurentiaca* : fig. 14. Noyau interphasique; *Deberainia smaragdina* : fig. 15. Noyau interphasique, fig. 16. Noyau quiescent.

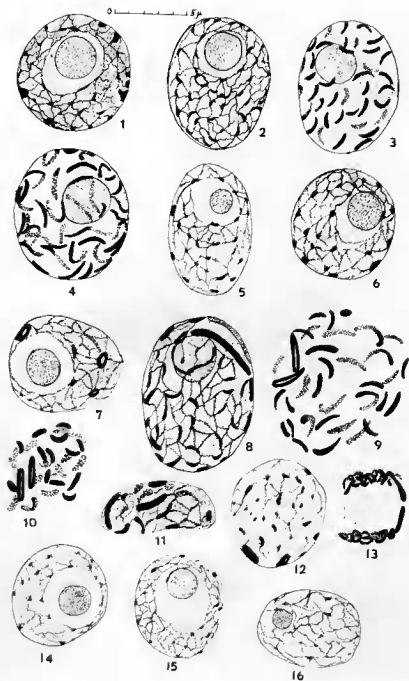


PLANCHE VIII. — Photographies de plaques équatoriales :

Myrsine africana : fig. 1; *Jacquinia aurantiaca* : fig. 2; *Maesea argentea* : fig. 3; *Ardisia japonica* : fig. 4; *Ardisia sanguinolenta* : fig. 5; *Ardisia polycephala* : fig. 6; *Icacorea paniculata* : fig. 7; *Clavija cauliflora* : fig. 8.

Les photographies 2 et 3 sont composées à partir de deux photographies de la même plaque.

